

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Lenka Váňová

Riziko vymření různě velkých populací
Extinction risk and population size

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: prof. David Storch, Ph.D.

Praha, 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 5. 2018

Lenka Váňová

Poděkování

Chtěla bych moc poděkovat svému panu školiteli, prof. Davidovi Storchovi, za nekonečnou trpělivost, laskavost a ochotu a také za velmi potřebnou podporu. Velký dík také patří mé rodině a přátelům, kteří mě ustavičně povzbuzovali a měli pro mě pochopení.

Abstrakt

Existuje obecně přijímaný předpoklad, že s klesající velikostí populace se zvyšuje pravděpodobnost jejího vymření, ale není zdaleka jisté, do jaké míry tento vztah opravdu platí v reálných populacích. Studií zabývajících se tímto tématem sice postupně přibývá, ale stále je třeba v bádání pokračovat. Dosavadní výsledky naznačují, že zkoumaný vztah v mnoha případech opravdu platí a přednostně vymírají ty méně početné populace. Přesto však závislost není tak jednoznačná a pevná, jak by se dalo předpokládat. Zároveň je totiž známa spousta výjimek, které dokazují, že nízký počet jedinců nemusí být z hlediska přežívání vždy jen nevýhodou. Takové odchylky z pravidla se objevují jak v paleobiologických pracích, tak mezi současnými populacemi. Ukazuje se například, že takovou speciální výjimku představují masová vymírání, kdy při každém z nich nejspíše platila jiná zákonitost, a při jednom tak byla abundance výhodou a při jiném naopak.

Ve své práci nejprve krátce zmiňuji témata týkající se vymírání obecně a následně se snažím především shrnout dosavadní poznatky o fenoménu velikosti populace v souvislosti s rizikem vymření. Na základě úvah badatelů i pomocí konkrétních případů populací rostlin a živočichů uvádím pohledy na danou problematiku z obou stran, prostřednictvím příkladů pro i proti teoretickému předpokladu.

Klíčová slova: vymírání, velikost populace, ohrožení, ověření, předpoklad, souvislost

Abstract

There is generally accepted assumption that the probability of extinction risk increases with decreasing population size. But it's not sure at all, to what extent does this relation really work in real populations. The amount of studies dealing with this topic is on the increase, but still it's necessary to carry on researching. Previous results indicate that inspected connection is indeed true in many populations, in other words, preferential extinction of less abundant populations functions properly. Yet the dependence isn't as unambiguous and strong as expected. Many exceptions are known as well, which demonstrate that low number of individuals doesn't always have to be a disadvantage in terms of survival chance. Such deviations can be found both in paleontological papers and among current populations. For example, mass extinctions represent that kind of a special exception because each of them was probably driven by a different mechanism, so in one case the abundance could be an advantageous trait, whereas in another it was rather disadvantage.

In my work, I briefly mention themes referring to extinction in general and subsequently I try to summarize findings about the phenomenon of population size and its connection to extinction risk. On the basis of explorers' ideas and by means of particular populations of plants and animals I state both points of view representing pros and cons of that theoretical assumption.

Key words: extinction, population size, extinction risk, verification, assumption, connection

Obsah

Úvod	1
1. O vymírání obecně.....	2
1.1. Koncept minimální životaschopné populace.....	2
1.2. Masová vymírání	3
1.3. Příčiny vymírání	3
1.3.1. Vliv člověka	4
1.4. Faktory související s rizikem vymření	4
1.4.1. Velikost těla	4
1.4.2. Závislost na jiných druzích	5
1.4.3. Velikost populace	5
1.5. Metapopulační koncept	6
2. Vymírání malých populací	6
2.1. Definice velikosti populace, vzácnosti a vlivu na riziko vymření	6
2.2. Důvody zvýšeného ohrožení menších populací	7
2.2.1. Stochasticita	8
2.2.2. Alleeho efekt	9
2.3. Paradigma malých populací a klesajícího populačního trendu	9
2.4. Empirické příklady podporující teorii	10
2.4.1. Rostliny - příklady přednostního vymírání menších populací	10
2.4.2. Živočichové - příklady přednostního vymírání menších populací	12
2.4.3. Paleobiologické práce podporující teorii.....	15
3. Přežívání malých populací	16
3.1. Permanentně malé populace	16
3.2. Propad velikosti populace a její stabilizace na nízkých hodnotách	17
3.3. Vyšší míra vymírání pro větší populace - simulace.....	19
3.4. Paleobiologická zjištění komplikující teorii.....	20
Závěr	23
Seznam použité literatury	24

Úvod

Proces vymírání neboli extinkce je neodmyslitelně spjat s vývojem života na Zemi a již dlouhou dobu přitahuje pozornost odborné i laické veřejnosti. Pochopení všech příčin a mechanismů, které při něm hrají roli, se jeví spíše jako nedosažitelný cíl, ale přesto se naše znalosti neustále rozšiřují a značné množství vědců v této oblasti intenzivně bádá a průběžně přispívá k hlubšímu poznání různých faktorů a jevů, které vymírání ovlivňují. Mezi tyto faktory se řadí i velikost populace čili počet jedinců v dané skupině.

V této souvislosti existuje obecně uznávaný předpoklad, že čím menší je populace, tím má vyšší pravděpodobnost vymření. Cílem této práce je pak ověřit, do jaké míry je dané tvrzení správné a zda v reálných populacích takové pravidlo v naprosté většině případů opravdu platí. Na následujících stránkách jsem se pokusila shromáždit dosavadní informace o této problematice a zaměřila jsem se především na konkrétní příklady studií, které zkoumaly danou závislost z praktického hlediska, tedy v reálných populacích různých druhů živočichů i rostlin. Součástí jsou i poznatky z několika paleobiologických prací, které jsou založeny převážně na fosilních nálezech mořských bezobratlých živočichů.

Svou práci jsem rozdělila do tří kapitol. První je spíše obecného rázu a stručně se věnuje vymírání z celkového pohledu. Obsahuje krátké podkapitoly o masovém vymírání, hlavních příčinách vymírání a o nejvýznamnějších faktorech, které riziko vymření nějak ovlivňují. Dále se zmiňuji o konceptu minimální životaschopné populace a poslední podkapitola se týká metapopulačního konceptu.

Druhá a třetí kapitola představují stěžejní část, protože v nich uvádím konkrétní příklady reálných populací, v nichž se populace o různých počtech jedinců zkoumaly buď přímo v souvislosti s pozorovanou mírou vymírání, nebo alespoň v závislosti na pravděpodobnosti jejich vymření. Kapitola číslo dvě teorii přednostního vymírání menších populací podporuje a třetí kapitola ji naopak zpochybňuje. Obě kapitoly jsou ještě děleny na podkapitoly, z nichž jedna pojednává například o důvodech zvýšeného ohrožení menších populací.

Věřím, že rozluštění příčin minulých i současných vymírání by mohlo zabránit mnoha dalším "zbytečným" vymíráním a že jejich správná interpretace a aplikace v konkrétních případech je pak nezbytnou podmínkou pro stanovení co nejvhodnějšího managementu pro zachování současných ohrožených populací. A velikost populace rozhodně patří k těm zásadním faktorům, které mají na míru vymírání vliv.

1. O vymírání obecně

Vymírání provází organismy už od samého počátku. V průběhu celé historie naší planety, od zásadního momentu vzniku života, se zde jednotlivé populace, ale i celé druhy nebo čeledi a rody, nově objevují, ale zároveň i nenávratně mizí.

U některých vymírání se nakonec ukáže, že tento stav není tak úplně jednoznačný a definitivní a že druh (či jeho populace), původně pokládáný za vymřelý, přece jen v určité formě nadále přežívá. Buď se jedná o skupinu několika jedinců přežívajících nedaleko od původního areálu výskytu populace, kterým se zázrakem podařilo uniknout nějakému devastujícímu faktoru (více v kapitole 3.2., např., Williams et al. 2016; Mikheyev et al. 2017), nebo druh zůstává zachovaný ve formě genetické informace uložené v genotypu blízkého a dosud žijícího příbuzného druhu (Poulakakis et al. 2008). Takové případy se vyskytují vzácně, ale za zmínku rozhodně stojí.

Zkoumání vymírání malých populací pak s sebou nese další komplikace, které je dobré mít na paměti. Už jen prokázání úplného vymření může být problematické právě z toho důvodu, že čím méně jedinců populace obsahuje, tím hůře se dají objevit (Scott et al. 2008). Ještě obtížnější je pak objevit zástupce druhu, který dosahuje velmi malých rozměrů, jako například hmyz (Nieminen 1996).

Jak uvádí Nieminen (1996), pochopení mechanismu vymírání populací znesnadňuje i velké množství faktorů, které by mohly být za extinkci zodpovědné a které spolu často souvisí. Dále se příčiny vymření mohou v čase i prostoru měnit a liší se druh od druhu. V neposlední řadě je pak žádoucí mít k dispozici údaje o dlouhodobém vývoji populace, což často nelze splnit.

1.1. Koncept minimální životaschopné populace

Už od počátku svého vzniku, za nímž stojí Shaffer, Gilpin a Soulé, se analýza životaschopnosti populace (population viability analysis, PVA) uplatňuje především na poli konzervační biologie a určuje pravděpodobnost přežití skupiny po určitou dobu, například 100 let (Ludwig 1999). Tento koncept si klade za cíl stanovit minimální velikost životaschopné populace (minimum viable population size, MVP), což ale naráží na nemálo komplikací. Při určování této velikosti je možno brát v potaz mnoho faktorů (Menges 2000), mezi něž patří především systematické trendy v dynamice populace a všechny čtyři typy stochasticity (demografická, environmentální, genetická + přírodní katastrofy), které sice znemožňují získání přesného odhadu, ale jsou nedílnou součástí vývoje populace. Shaffer (1981) definoval pojem minimální životaschopné populace daného druhu v daném prostředí jako „nejmenší možnou velikost izolované populace, která má i navzdory stochastickým vlivům 99% pravděpodobnost přežití po 1000 let“. V této souvislosti zdůrazňuje, že je důležité brát vždy v úvahu konkrétní časový rámec a podmínky, v nichž se zkoumaná populace nachází, i jejich možnou proměnlivost. Co nejspolehlivější odhad minimální velikosti populace či celého druhu lze získat jen v případě, kdy se bere v potaz celkový kontext situace (Traill et al. 2007). Jak uvádí Shaffer

(1981), existuje v zásadě pět způsobů, jak odhadnout MVP: experimentálně, v biogeografickém kontextu, teoretickým modelováním, simulacemi nebo z pohledu genetických kritérií.

1.2. Masová vymírání

Kromě průběžných specií a extinkcí zasáhlo Zemi i několik masových vymírání, která se vyznačovala ohromnou ničivou silou a nedozírnými důsledky a jejichž výběrovost se s průběžným vymíráním příliš neshodovala (více v kapitolách 2.4.3. a 3.4.). Raup a Sepkoski (1984, podle Raup 1991) dokonce přišli s hypotézou, že několik posledních velkých vymírání se periodicky opakuje zhruba po 26 milionech let.

Většinou se mluví o pěti masových vymíráních, které jsou označovány jako "velká pětka" ('The Big Five') a které proběhly zhruba na konci ordoviku, devonu, permu, triasu a křídý (Raup 1991). V současné době se živě diskutuje o tom, že Země právě čelí šestému masovému vymírání. Jak uvádí Raup (1991), tvrdí se, že do dnešní doby vymřelo 99,9 % všech druhů. To by znamenalo, že speciace a extinkce probíhají zhruba stejnou rychlostí, přičemž speciace vždy o něco málo převažuje a umožňuje vznikání druhů nových. Na právě probíhající vymírání by tedy nebylo nic tak znepokojujícího, pokud by však nepostupovalo tak rychlým tempem.

1.3. Příčiny vymírání

Příčiny vymírání jsou různé a o jejich síle a závažnosti dopadu rozhoduje také to, na jaké prostorové (Godefroid et al. 2014), taxonomické (Eisto et al. 2000) i časové úrovni daný faktor působí. Obecně se dá říci, že populace může vymřít prostě jen z toho důvodu, že neměla dost štěstí a zasáhla ji nějaká nepříznivá náhoda (Goodman 1987). Konkrétně lze ale faktory způsobující vymírání rozdělit na deterministické neboli předvídatelné a stochastické neboli nepředvídatelné (Pimm et al. 1988; Frankham et al. 2002, Lande et al. 2003).

Deterministická extinkce se objevuje v případech, kdy dochází k zastavení růstu populace, bez ohledu na její věkovou strukturu, a růstová křivka začne klesat, až skončí na nule. Naopak při stochastickém vymírání, jak už název napovídá, rozhodují náhodné jevy a fluktuace (Engen et al. 2001). V mnoha případech způsobí vymření souhra obou typů, přičemž nejprve začne populace klesat většinou vlivem deterministických faktorů a následně je ovlivněna nějakou nepříznivou náhodou, která již oslabenou populaci může zasáhnout natolik, že se nedokáže extinkci ubránit (O'Grady et al. 2004). Důvodem poklesu růstu populace bývají často jevy spojené s činností člověka, jako je například ztráta, fragmentace nebo zhoršení životního prostředí (Schemske et al. 1994), jeho znečištění, nadměrné vykořisťování, klimatické změny (Crees & Turvey 2014) nebo introdukce nepůvodních druhů (O'Grady et al. 2004; Casas-Marce et al. 2017). Pro rostliny je pak riziková i eutrofizace (Colling et al. 2002; Godefroid et al. 2014). V kapitole 2.2.1. jsou blíže zmíněny stochastické příčiny.

1.3.1. Vliv člověka

Dalším důležitým aspektem je také to, zda se vymření určité populace, druhu nebo nějakého jiného vyššího taxonu považuje za normální/tradiční/klasické nebo zda za vymření s největší pravděpodobností může hlavně člověk a jeho aktivity (Purvis et al. 2000). Právě tlak ze strany lidí velkou měrou přispívá k postupnému vymírání sladkovodních rostlin, například vodního kaštanu *Trapa natans* v oblasti italských Alp a jezer (Frey et al. 2017). Stejně tak člověk zvýšil riziko vymření severoamerické lasicovité šelmy sobola amerického (*Martes americana*), především z důvodu jejího lovu nebo kácením lesů, v nichž žije (Lacy & Clark 1993). Lidská činnost také během 75 let způsobila lokální vymření 65 z 203 druhů ptáků Singaporu, přičemž 61 z nich bylo závislých na životě v podmínkách deštného pralesa a jejichž úbytek má na svědomí právě rozsáhlé odlesňování (Castelletta et al. 2000). Bohužel, lidská moc je natolik silná, že dokáže vyhubit i ty nejhojnější druhy. Lidé tak nesou vinu za vymření holuba stěhovavého (*Ectopistes migratorius*), kdysi nejhojnějšího ptáka Severní Ameriky a možná i celého světa, který se navíc vyznačoval nízkou genetickou diverzitou (Murray et al. 2017), kvůli níž se stal mnohem náchylnějším vůči tlakům ze strany lidí. Jeho početnost se pohybovala mezi 3 až 5 miliardami, a přesto v roce 1914 uhynul úplně poslední jedinec (Rosenzweig 1995).

1.4. Faktory související s rizikem vymření

Obecně se za nejvýznamnější faktory přispívající k vymření (O'Grady et al. 2004) považují: již zmíněná fragmentace prostředí, dále pomalý vývoj života, vyšší pozice v trofickém řetězci, větší velikost těla, malé geografické rozšíření a konečně i menší velikost populace a variabilita v ní. U rostlin primárně rozhodují o osudu populace vnější environmentální faktory a vnitřní charakteristiky jednotlivých druhů, jako například způsob rozmnožování, výsledek příliš neovlivní (Godefroid et al. 2014). Roli může hrát i průměrná délka života jedinců, přičemž dlouhověké druhy mají obecně nižší riziko vymření (Legendre et al. 1999).

1.4.1. Velikost těla

Co se týče velikosti těla, menšímu riziku vymření jsou vystaveny menší druhy živočichů (váží méně než 3 kg), které se musí vypořádávat pouze s environmentálními faktory prostředí. Velké druhy navíc čelí vlastním vnitřním rysům, které se vážou k větším tělesným rozměrům a mohou být z hlediska vymírání rizikové (Cardillo et al. 2005). Patří k nim nízká populační hustota, pokles růstu populace se zvyšující se hmotností těla, pomalejší rozmnožování a větší nápadnost pro predátory, zejména člověka, pro něhož jsou velká zvířata snadnějším loveckým cílem. Jak ale píše Pimm et al. (1988), v případě velikosti těla ve spojitosti s velikostí populace nelze riziko vymření tak snadno určit, protože při nízkých početnostech získávají výhodu velcí živočichové a při vyšších počtech jedinců se naopak vyplatí být malého vzrůstu.

1.4.2. Závislost na jiných druzích

Někdy se však projevují ještě jiné efekty doprovázející vztah velikosti populace a rizika vymření, jakými může být například vliv rozdílných zdrojů potravy. Nieminen (1996) například při studiu dat týkajících se býložravých mūr, vyskytujících se v rámci 60 ostrovů v jihozápadním Finsku, a jejich hostitelských rostlin (Itämes 1982, 1983), zjistil, že míra vymírání mūr se odvíjela především od specifických vlastností jejich hostitelů, a ne od vnitřních charakteristik jich samotných. S klesající velikostí populace se zvyšovalo riziko vymření těch druhů mūr, které se živily na opadavých dřevinách, jednoletých rostlinách a na druzích obývajících pouze určitá prostředí (= specialisté). Naopak lépe přežívaly ty druhy, jejichž hlavní potravou byly jehličnaté dřeviny, vytrvalé rostliny nebo rostliny tolerující jakékoli podmínky životního prostředí (= generalisté). Jedinou menší výjimku, jak mohly mūry samy ovlivňovat riziko svého vymření, představoval rozdíl mezi monofágními a polyfágními druhy. Výhodu v rychlejším poklesu rizika vymření při zvyšující se velikosti populace měly polyfágní druhy.

1.4.3. Velikost populace

Malé populace jsou obecně považovány za rizikový faktor pro vymření, ale jejich nevýhodnost neplatí vždy a za všech okolností. Existuje hned několik případů, kdy velikost populace nehraje roli, a také nelze opomenout situace, v nichž je naopak výhodnější mít populaci menší. Například pro velké masožravce obývající různě velké rezervace hraje z hlediska vymírání nejdůležitější roli rozsah jejich domovského areálu a s ním spojená frekvence setkávání s lidmi, kteří je v okrajových areálech zabíjejí (Woodroffe & Ginsberg 1998). Čím větší areál zvíře potřebuje, tím má vyšší pravděpodobnost střetu s člověkem na okrajích rezervace. Samotná velikost těla sice tyto živočichy předurčuje k životu v méně početných populacích, ale velikost populace sama o sobě není pro vymírání zásadní.

Při studiu 45 různých taxonů obratlovců (O'Grady et al. 2004) se právě velikost populace, vyjádřená počtem dospělých jedinců, ukázala tím nejdůležitějším faktorem, od něž se vymírání odvíjelo. Z práce vyplynulo, že „čím menší velikost populace a/nebo čím větší redukce v této velikosti, tím kratší doba k vymření.“ Jako zásadní činitel související s velikostí populace se ukázal i celkový trend ve vývoji populace. Klesající trend se ukázal ohrožujícím jen v případech takových populací, které byly malé už od samého počátku. Původně velké populace, jejichž počty jedinců se náhle začnou snižovat, se však mnohdy dokážou úplnému vymření dlouhodobě vyhnout a zarazí se na nějakém poměrně nízkém početním stavu, v němž dokážou relativně dlouho přetrvávat. Takovými ukázkovými příklady, blíže popsány v kapitole 3.2., jsou medvěd apeninský (*Ursus arctos marsicanus*) (Benazzo et al. 2017), strašilka humří (*Dryococelus australis*) (Mikheyev et al. 2017) nebo *Erythrolamprus ornatus* z čeledi Dipsadidae (Williams et al. 2016). Pokud populace neroste, ale klesá, pak je kromě malé velikosti populace náchylnější k vymření i za jiných podmínek, mezi něž se řadí vyšší trofická úroveň, méně rozsáhlý geografický areál nebo pomalý životní cyklus (Purvis et al. 2000).

Abundance neboli početnost se však už ze své podstaty pojí s několika dalšími vlastnostmi, které mohou riziko vymření různě velkých populací zvyšovat nebo naopak snižovat. Ačkoliv je možné, že míru tohoto rizika způsobuje čistě rozdíl v početnosti, tak je ale také dost dobře možné, že velikost populace je pouze následkem nějaké jiné vlastnosti (např. vyšší pozice v trofickém řetězci), která teprve představuje ten přímý důvod zániku (Lande 1993, podle Payne et al. 2011).

1.5. Metapopulační koncept

Metapopulace jako soubor několika populací, které jsou vzájemně propojeny a mezi nimiž mohou jedinci migrovat, se udržuje v rovnováze díky vyváženému poměru mezi lokální extinkcí a kolonizací (Harrison 1991). Takový mechanismus umožňuje trvalé přežívání celku, protože funguje na principu zvaném 'rescue effect', kdy jsou jednotlivé lokální populace zachraňovány před vymřením díky imigrantům ze sousedních subpopulací (Brown & Kodric-Brown 1977; Sjögren 1991). Pro příklad ukázkového fungování metapopulační dynamiky lze uvést soubor malých a izolovaných populací datla sběrače (*Melanerpes formicivorus*), který se vyskytuje na jihozápadě amerického kontinentu (Stacey & Taper 1992).

Někdy se o tomto konceptu mluví i v souvislosti s teorií ostrovní biogeografie, kterou představili v roce 1967 MacArthur a Wilson a podle níž se míra rizika vymření druhu odvíjí od vzdálenosti ostrova od pevniny. Na vzdálenějších ostrovech by měly druhy čelit většímu riziku zániku než druhy žijící na ostrovech blízko pevniny, z níž mohou být ostrovní populace snáze doplňovány. V takovém případě pak pevnina zastupuje zdrojovou ('source') populaci, z níž jedinci migrují do ostrovních ('sink') populací (Harrison 1991). 'Rescue effect' tak chrání druhy přilehlých ostrovů před vymřením.

2. Vymírání malých populací

Na základě několika studií se ukazuje, že doba existence populace roste jak s její hustotou, tak s délkou života jejích jedinců, a naopak klesá se vzrůstajícím množstvím změn ve velikosti populace (Diamond 1984, podle Rosenzweig 1995). Podle obecně přijímaného předpokladu jsou malé populace k vymření náchylnější (Pimm et al. 1988; Schoener & Spiller 1992; Burgman et al. 1993; Rosenzweig 1995).

2.1. Definice velikosti populace, vzácnosti a vlivu na riziko vymření

V současné době se velikost populace zkoumá z hlediska počtu jedinců, dříve s ní však pracovali prostřednictvím jiných proměnných - areálem druhu (Ouborg 1993) nebo pokrytím plochy (Fischer & Stöcklin 1997). Novodobý přístup pro co nejvěrnější zhodnocení stavu populace potřebuje dlouhodobý monitoring (Matthies et al. 2004), aby bylo možné vysledovat trendy v populační dynamice v co nejširším časovém horizontu a vyvarovat se ukvapených závěrů třeba o způsobu

managementu. Vhodné stanovení velikosti populace není vždy tak jednoduché už jen z důvodu rozdílu mezi efektivní a aktuální velikostí populace. Zatímco aktuální velikost udává celkový počet všech přítomných jedinců v dané populaci, efektivní velikost N_e (Caughley 1994) reprezentuje ideální stav, v němž se snižování genetické variability shoduje se stavem ve zkoumané reálné populaci. Jinak řečeno, N_e vypovídá o počtu rozmnožujících se jedinců v populaci.

Zároveň je potřeba si uvědomit, že konkrétní číslo neboli absolutní počet jedinců v dané populaci nemusí být tou klíčovou proměnnou, od níž se osud populace jednoznačně odvíjí. Příslušné číslo je nutno brát v kontextu každé situace a okolních podmínek zvlášť. Zatímco pro populaci jednoho druhu by byla určitá početnost dostačující, pro jiný druh by takový počet pro další přežívání nestačil. Jako příklad lze uvést populaci kachny růžovohlavé *Rhodonessa caryophyllacea* (Ericson et al. 2017), detailněji popsané v kapitole 3.1., jejíž počet se na první pohled zdá dostatečně velký, ale není tomu tak. Tato nejasnost by mohla být následkem jiného aspektu vzácnosti (Burgman et al. 1993; Gaston 1994; Harnik et al. 2012; Pimm 2013), přičemž se může jednat o omezený areál rozšíření nebo o úzkou ekologickou valenci (podmínky habitatu, za jakých je populace schopna v něm žít, jsou značně omezené). Tím se dostáváme k problému definice vzácnosti, kterou se ve své studii podrobněji zabývají Harnik et al. (2012). Na konci kapitoly 3.4. této práce jsou popsány jejich závěry.

2.2. Důvody zvýšeného ohrožení menších populací

Vzácnost hraje z hlediska vymírání jednu ze zásadních rolí. I Raup (1991) ve své knize píše, že nejčastěji k vymírání dochází v případech, kdy je velikost skupiny už od počátku malá. Osud jednotlivých skupin popisuje pomocí modelu bankrotu hazardního hráče, který funguje na principu náhodné procházky ('random walk'). Systém nemající paměť náhodně osciluje mezi různými hodnotami a dříve či později dosáhne tzv. absorbující hranice ('absorbing boundary'), kdy počet dosáhne nuly a není šance na nápravu. Dosažení tohoto konečného stavu však lze oddálit vyšší vstupní početností. Čím větší je počáteční hodnota, tím delší je vzdálenost od absorbující hranice a zvyšuje se pravděpodobnost, že hráč, v našem případě skupina, bude přežívat déle. V měřítku druhů postihuje vymírání nejčastěji právě ty, které mají malé populace. Jinou formulací ověřované hypotézy může být tvrzení, že „řídký výskyt je nejlepším znakem náchylnosti k vymření (Terborgh & Winter 1980, podle Raup 1991).“

Mnoho faktorů, které by při větších početnostech nezpůsobily žádnou výraznou újmu, ovlivňuje malé populace značně a může mít pro ně velmi závažné důsledky, někdy až katastrofální. Čím menší je populace, tím snáze ji dokáže zničit jakákoli náhoda, nepravidelnost nebo mimořádná událost, demografickou a environmentální stochasticitou počínaje a epidemiemi či mezidruhovými vztahy, ať už se jedná o predaci, parazitaci nebo kompetici, konče. Stejně tak ji více ohrožuje lidská činnost, jako v případě vyhynulého osla evropského (*Equus hydruntinus*), který je jedním z mála

velkých savců vymřelých v holocénu (Crees & Turvey 2014). Podobně destruktivní účinky měli lidé i na diverzitu lemurů na Madagaskaru, kde zhruba během dvou tisíciletí vyhubili 17 velkých druhů lemurů (vážících 11 - 160 kg) žijících pravděpodobně v malých populacích (Kistler et al. 2015). Díky své nápadnosti jsou živočichové většího vzrůstu pro člověka evidentně častějším cílem.

Při výčtu ohrožujících faktorů malých populací je žádoucí zmínit i riziko způsobené samotnými vědci nebo sběrateli, kteří jedince z volné přírody odchyťávají pro výzkumné nebo soukromé účely, často právě z důvodu prokázání znovuobjeveného druhu. V případě vzácných druhů představuje takový odchyt pro populaci nebezpečí zániku, protože z již velmi malé populace je odebrán další jedinec. Dnes se už naštěstí čím dál více rozmáhají jiné způsoby identifikace druhu, například obrazovou dokumentací, nahráváním hlasů nebo neinvazivním sekvenováním DNA (Minteer et al. 2014).

2.2.1. Stochasticita

Jak uvádí Rosenzweig (1995), většina ekologů zastává názor, že nízký počet jedinců sám o sobě představuje nejdůležitější faktor zvyšující riziko náchylnosti k vymření vlivem jakési náhody. Tu lze v zásadě rozdělit na čtyři typy stochasticity (Shaffer 1981): demografickou, environmentální a genetickou a na kategorii přírodních katastrof.

Pod demografickou stochasticitou se skrývá úspěšnost v rozmnožování a individuální proměnlivost v počtu nově narozených a zemřelých jedinců, ovlivňující každého jednotlivce samostatně. Tento typ náhody působí tím intenzivněji, čím je populace menší (Legendre et al. 1999).

Zato environmentální variabilita ovlivňuje hlavně fragmentované populace a může mít značný dopad na jakkoli velké populace (Menges 1998), protože daný jev zasáhne všechny členy skupiny podobným způsobem (Engen et al. 2001). Je určována nepředvídatelnými změnami v podmínkách životního prostředí a závisí i na proměnlivosti populací jiných organismů, které mohou být pro zkoumanou populaci kompetitory nebo parazity. V neposlední řadě zde hrají roli i nemoci.

Ukázkovým druhem pro demonstraci vlivu demografické i environmentální stochasticity je australská rostlina *Banksia cuneata*, ohrožený druh z čeledi Proteaceae. Riziko vymření jejích malých populací z důvodu příbuzenského křížení se významně zvyšuje až při počtu jedinců menším než deset a projevuje se sníženou plodností. Naopak faktory environmentálního rázu, jako jsou požáry následované dešťovými srážkami, mohou být zásadní hrozbou pro různě velké populace, v nichž pak překryjí účinky demografické stochasticity (Burgman et al. 1993).

Z genetického hlediska (Ouborg & Treuren 1995; Newman & Pilson 1997) pak může být populace ovlivněna příbuzenským křížením (= inbreeding), náhodnými změnami ve frekvenci určitých alel (= drift) a fixací nových či vymizením stávajících znaků, ať už výhodných nebo nevýhodných. U malých populací převládá role driftu nad selekcí (s výjimkou sexuální selekce, která může riziko

vymření malých populací zmenšovat), a řídí tak proces fixace nových alel (Whitlock 2000). Takové populace jsou pak vystaveny většímu nebezpečí mimo jiné z důvodu vyšší pravděpodobnosti fixace škodlivých mutací, které snižují jejich fitness (Poon & Otto 2000). Zároveň je však třeba brát v potaz i působení takzvaně kompenzujících či přímo výhodných mutací, které mohou původní negativní účinky vyrovnávat a tendenci k vymření tak zbrzdit, s výjimkou případů, kdy se populace už nachází pod kritickou hodnotou své efektivní velikosti a je odsouzena jen k dalšímu poklesu (Whitlock 2000). Jak ukázaly Newman a Pilson (1997) v případě byliny klarkie sličné (*Clarkia pulchella*), genetická stochasticita sama o sobě může značně zvýšit předpokládané riziko vymření malých populací, které bylo původně stanoveno jen na základě demografické a environmentální stochasticity. Lynch et al. (1995) dokonce došli ke konkrétnímu závěru, že hromadění škodlivých mutací výrazně více ohrožuje populace, jejichž efektivní velikost nepřekračuje 100 jedinců (a celková velikost populace není větší než 1000 jedinců), následkem čehož jim v horizontu zhruba 100 generací hrozí vymření.

Přírodní katastrofy, které mohou v závislosti na svém rozsahu a intenzitě poškodit různě velké populace a odlišně velké areály, reprezentuje například nečekané sucho, povodeň nebo výbuch sopky.

2.2.2. Alleeho efekt

Pozitivní závislost mezi populační hustotou a biologickou zdatností neboli fitness jednotlivých členů dané populace (Stephens et al. 1999) se v souvislosti s rizikem vymření často zmiňuje v kontextu známého Alleeho efektu. Poslední dobou ale nabývá na větším významu jeho druhá stránka, která poukazuje na převrácenou hustotní závislost při nízkých početnostech, kdy ve zmenšujících se populacích se fitness jednotlivců také zmenšuje, a tím roste riziko vymření populace (Courchamp et al. 1999). Warder Clyde Allee, po němž je tento jev pojmenován, pozoroval ve 30. letech 20. století u nedostatečně početných populací pokles jejich celkového růstu a tendenci k vymření. Pro zdárný růst populací totiž musí být dosaženo určité kritické hodnoty velikosti, která v závislosti na mnoha dalších faktorech nabývá různých hodnot od desítek až tisícovek jedinců. Pod touto hranicí populace klesá a celý proces může skončit úplným vymřením. Velikost populace tak představuje limitující faktor pro další přežívání, protože dostatek jedinců znamená možnost lepší spolupráce a vzájemné pomoci či větší šanci na potkání partnera pro rozmnožení, a jednotlivci, kteří jsou součástí větších skupin, tak mohou zvýšit svou fitness. Alleeho efekt existuje v několika formách (Berec et al. 2007), například jako antropogenní (Holden & McDonald-Madden 2017), demografický nebo dormantní typ.

2.3. Paradigma malých populací a klesajícího populačního trendu

Dá se říci, že paradigma spojená s riziky malých populací a klesajícím trendem jejich vývoje se objevují zhruba od 80. let 20. století (Caughley 1994). Tyto dvě teorie, které by měly sloužit hlavně

účelům konzervační biologie, se částečně překrývají a každá z nich má určité nedostatky. Caughley (1994) se ve své studii blíže věnuje oběma hypotézám a tvrdí, že paradigma malých populací potřebuje více empirických důkazů a paradigma klesajících populací naopak postrádá pevný teoretický základ. Věří se, že malá populační velikost nebo vzácnost samy o sobě jsou neodlučitelně spjaté s rizikem vymření a klíčovým problémem, na který bývá zaměřena pozornost, je doba perzistence takových populací. Přitom hlavní roli hraje stochasticita spolu s populační genetikou a dynamikou. Toto paradigma navíc podporuje hypotéza extinkčního víru, kdy je klesající populace vržena do spirály pozitivních zpětných vazeb a vlivem genetického driftu, inbreedingu a demografické stochasticity (Legendre et al. 1999) se její velikost neustále zmenšuje a zmenšuje. Zatímco první paradigma by mělo na malou velikost populace pohlížet jako na konečný výsledek, ne jako na příčinu, tak paradigma klesajících populací oproti tomu pátrá po vnějších příčinách pozorovaného trendu a snaží se jim zabránit. Zaměřuje se tedy na mnoho rozdílných procesů, které mají na svědomí pokles populace až její konečné vymření, bez ohledu na počáteční velikost.

Nalézt dostatek konkrétních doložených důkazů zániku malých populací tedy není tak snadné, protože prokázání vymření určité populace a pochopení příčin jejího zániku vyžaduje jak znalost příslušného prostředí, chování a ekologie druhu, tak i množství údajů z dlouhodobých sledování, detailního propočítávání a usilovného zkoumání. Přesto však poměrně dobré důkazy důležitosti velikosti populace existují jednak díky paleobiologii, jednak díky ostrovní biogeografii, přičemž platí, že čím rozšířenější a hojnější druh je, tím pravděpodobnost jeho vymření klesá (Rosenzweig 1995).

2.4. Empirické příklady podporující teorii

Jak se zdá, existuje poměrně mnoho teoretických prací (Soulé 1987; Rosenzweig 1995; O'Grady et al. 2004; Payne et al. 2011), které poukazují na negativní závislost mezi velikostí populace a rizikem jejího vymření, jinými slovy věří, že menší populace vymírají s větší pravděpodobností než ty větší. Empirických důkazů, které by porovnávaly různě velké populace určitého druhu a jasně by ukázaly, že méně početné skupiny vymírají více než ty početnější, ale zatím příliš není.

2.4.1. Rostliny - příklady přednostního vymírání menších populací

Ke studiím, které na základě reálných dat dokázaly, že vymřelé populace většiny zkoumaných druhů byly v průměru menší než ty, které zůstaly zachovány, patří například výzkum cévnatých rostlin podél řek Rýn a IJssel na území Nizozemska (Ouborg 1993). Jelikož přesné počty jedinců v rámci jednotlivých lokalit v roce 1956 nebyly známy, pracovalo se pouze s odhady populačních velikostí. V kontrolním roce 1988 se pak ukázalo, že dané období přežily především velké populace.

Se zajímavými výsledky přišla studie zabývající se přežíváním 359 populací osmi ohrožených jednoletých či dvouletých rostlin rostoucích v severním Německu, na území spolkové země Sasko

(Matthies et al. 2004). Jednalo se o druhy *Lepidium campestre*, *Thlaspi perfoliatum*, *Rhinanthus minor*, *R. serotinus*, *Melampyrum arvense*, *M. nemorosum*, *Gentianella ciliata* a *G. germanica*. V rámci každého druhu se po uplynutí deseti let, v roce 1996, kontrolovaly populace v různých velikostních kategoriích (konkrétně jich bylo osm, např. populace o 1 kvetoucí rostlině, 2 - 5, 6 - 25, 26 - 50, 51 - 100, 101 - 1000, 1001 - 10 000 až k nejpočetnějším populacím o 10 001 - 100 000 jedincích). Výsledkem bylo zjištění, že 73 % z celkového počtu rostlin po deseti letech přeživalo, avšak s velkými rozdíly mezi jednotlivými druhy, kdy například pro *R. minor* zůstalo 84 % z původního počtu, ale pro *L. campestre* činil podíl přeživších jedinců jen 56 %. Druhy se také lišily v hodnotách minimální životaschopné populace, které byly vypočítány jako 90% pravděpodobnost přežívání po více než deset let. Pro *L. campestre* k tomu stačilo 71 jedinců, zatímco *M. arvense* k úspěchu potřebovalo 1276 rostlin. Až na jednu výjimku (*R. minor*) platil trend zvyšování pravděpodobnosti přežití s rostoucí velikostí populace. Mimo jiné se ukázalo, že téměř všechny populace mající na počátku méně, než šest jedinců vymřely a naopak 100 % populací s více než 1000 členy přežilo. Tato studie tedy zdánlivě podporuje námi zkoumanou hypotézu, že malé populace vymírají spíše než ty větší, ale zároveň je třeba si uvědomit, že u všech druhů tvořily významnou část i takové malé populace, které přežily, a některé svou velikost dokonce zvětšily.

Samozřejmě také záleží na individuálním pohledu na pojem malá populace. Konkrétně v tomto případě považovali za malou populaci takovou, která měla méně než 100 jedinců. V mnoha případech takové populace vymřely, ale podstatná část při své nízké početnosti nadále existovala a některé populace se dokonce rozrostly a počet jejich členů převýšil 100, což se podařilo i populaci původně pouze o 26 jedincích. Právě tyto rozdílné osudy podobně velkých populací druhů žijících na daném území naznačují, že o jejich vymření nebo přetrvání do značné míry rozhoduje právě náhoda, a to zejména ta environmentálního rázu, s přispěním genetické (Fischer & Matthies 1998) - například u druhu *Gentianella germanica*, u něž v rámci přeživších populací jako u jediného ze zkoumaných druhů došlo v průběhu studovaného období k výraznému zmenšení průměrné velikosti populace (Matthies et al. 2004).

Dalším druhem demonstrujícím vztah velikosti populace a rizika jejího vymření je vzácný zvonek hadincovitý *Campanula cervicaria*. Eisto et al. (2000) se ve své studii zaměřili na 52 populací na území Finska, u nichž v průběhu osmi let zkoumali především velikost populací v souvislosti s jejich přežíváním. Dále se ještě zabývali izolovaností jednotlivých populací od těch ostatních a porovnávali klíčivost semen pocházejících z malých a velkých populací, přičemž se ukázalo, že ani jeden z těchto faktorů neměl s velikostí populace závažnou spojitost. Velikost populace byla stanovena jako počet rozmnožujících se rostlin, čísla se přitom pohybovala v rozmezí 1 - 240 jedinců, a za počáteční stav, téměř u poloviny populací nepřevyšující pět jedinců, se považovala hodnota získaná během prvního měření mezi lety 1987 - 1989. Pro 43 populací, které se podařilo analyzovat hned při prvním sčítání,

se v ročních intervalech zkoumaly krátkodobé výkyvy početnosti. Do roku 1989 přišlo hned 16 populací o všechny rozmnožující se jedince, přičemž největší podíl těchto zanikajících populací tvořily právě ty nejmenší skupiny o pěti a méně rostlinách. Dlouhodobé změny byly zjišťovány na základě rozdílu mezi počátečním stavem a množstvím fertilních jedinců v roce 1995. Ukázalo se, že z 52 populací se u 44 počet plodných rostlin snížil a téměř v polovině případů (24 populací z 52) zmizely úplně. Největší měrou toto vymírání opět postihlo právě ty nejmenší populace. Toto srovnávání v dlouhodobějším měřítku navíc přineslo důležité zjištění, které je potřeba při výzkumu vymírání brát v potaz - v šesti případech, kdy fertilní rostliny v období let 1987 - 1989 vymřely, se na konci roku 1995 znovu objevily v počtu 1 - 3 jedinců a je tedy možné, že nějakou dobu přežívaly ve formě semenné banky. Pravděpodobnost vymření se odvíjela výhradně od počáteční velikosti, jak bylo dokázáno pomocí modelu logistické regrese. Populace o pěti a méně jedincích čelily v horizontu osmi let více než 50% pravděpodobnosti vymření, oproti tomu populacím o 100 a více jedincích hrozila ztráta všech fertilních jedinců s pravděpodobností menší než 20 %. Celkově tato práce potvrdila souvislost zvýšeného rizika vymření se snižující se velikostí populace.

2.4.2. Živočichové - příklady přednostního vymírání menších populací

Zásadní a průlomovou studii vedli Pimm et al. (1988) na 16 britských ostrovech, kde zkoumali různé vlastnosti 100 ptačích druhů a jejich spojitost s rizikem vymření. Celkově se zabývali 355 populacemi. Mezi klíčovými vlastnostmi byla i velikost populace konkrétního druhu, kterou měřili jako počet hnízdících párů v daném roce na daném ostrově. Předpokládaná závislost se opravdu prokázala a riziko vymření strmě klesalo se zvyšující se velikostí populace, přičemž populace čítající osm a více párů už byly považovány za velké. V případě populací tvořených 18 a více páry nebylo zaznamenáno vůbec žádné vymírání, a proto nebyly do analýzy zařazeny.

Další práce (Bolger et al. 1991) se zabývala výzkumem ptačích druhů Kalifornie, které obývají specifický biotop tvrdolesů středoziemního typu, se suchým létem a srážkově bohatou zimou, v této oblasti známé jako chaparral. Autoři zkoumali rozdíl v přežívání populací přírodních nefragmentovaných habitatů v porovnání s nově vznikajícími fragmentovanými plochami v důsledku výstavby lidských sídel, vztah mezi plochou a počtem druhů, ale i vliv velikosti populací druhů na jejich přežívání v rámci jednotlivých fragmentů. Měření probíhalo na 36 plochách, které vznikly v průběhu 86 let trvající urbanizace, a pro každý fragment bylo stanoveno, jak velkou část v něm zaujímal chaparral. Rozlohy tohoto vegetačního typu se pohybovaly v rozmezí 0,25 ha až 68 ha. Jeho typickými obyvateli, zároveň vybranými do této studie, byli cistovníček pobřežní *Chamaea fasciata*, drozdec kalifornský *Toxostoma redivivum*, pipilo rudooký *Pipilo erythrophthalmus*, strážník pokřovní *Thryomanes bewickii* a křepel kalifornský *Callipepla californica*. Ukázalo se, že rychlost a frekvence vymírání významně souvisí s velikostí populace, která se odvíjí od velikostí fragmentu, či přesněji od

plochy, kterou v něm zaujímá chaparral. Na základě již dříve získaných dat (Cody 1973) a na současné rozloze příslušného chaparralu byla odhadnuta počáteční velikost populací daných druhů v jednotlivých fragmentech. Bolger et al. (1991) uvádí pro příklad fragment zahrnující v sobě 2 ha chaparralu, k němuž by náležely tyto počáteční velikosti populací zkoumaných druhů: 10 cistovníčků, 7 střízlíků, 5,2 pipilů, 4,4 drozdců a 3,6 křepelů. Největší náchylností k vymření se vyznačovaly, jak teorie předpovídá, ty nejméně početné populace.

Jiná studie, která došla k závěru, že míra vymírání se odvíjela především od velikosti populace, se věnovala pěti druhům malých savců (Lima et al. 1996). V oblasti středního Chile, v semiaridních podmínkách, byly k výzkumu vybrány dvě lokality (vzdálené od sebe dva kilometry), přičemž na každé se dále rozlišovalo mezi severně umístěnou rovníkovou stranou a na jih orientovanou polární stranou. Od října 1987 do ledna 1992 (= 52 měsíců) se na nich za využití metody značkování a zpětného odchyty ('mark-recapture method') zaznamenával výskyt konkrétních druhů živočichů. Míra vymírání konkrétních subpopulací daného druhu, samostatně pro severně a jižně orientovaná úbočí, byla stanovena jako pravděpodobnost, že v daném období (čili mezi dvěma po sobě jdoucími měřeními) příslušná subpopulace zanikne. Celkem byly shromážděny údaje o 3 006 jedincích. Nejběžnějším a nejpočetnějším druhem, bez ohledu na lokalitu a orientaci úbočí, byl s 2 248 jedinci druh *Phyllotis darwini* z čeledi Cricetidae (křečkovití), který zároveň dosahoval nejnižších hodnot vymírání. Naopak nejvyšší míra vymírání byla zjištěna u nejméně početného křečka ocasatého *Oligoryzomys longicaudatus*, u něž bylo celkově zaznamenáno jen 65 exemplářů. Další druh, křeček olivový *Akodon olivaceus*, se vyskytoval v poměrně vysokém počtu 399 jedinců a dosahoval středních hodnot extinkce, ale i kolonizace. Vysokou měrou extinkce, kterou však vyrovnávala četnými kolonizačními procesy, se vyznačovala vačice chilská *Thylamys elegans* čítající 161 jedinců. Posledním druhem, který ve většině případů chyběl na obou jižně orientovaných svazích, byl osmák degu *Octodon degus*, jehož populaci tvořilo 133 členů. Tato studie došla mimo jiné k závěru, že na míru vymírání (y) měla největší vliv právě hustota populace (x), a poukázala na negativní lineární závislost těchto dvou proměnných ($\log x; y$).

Vymíráním populací v závislosti na jejich velikosti se také zabýval Berger (1990) ve své studii zaměřené na ovce tlustorohé (*Ovis canadensis*) žijící na pouštích jihozápadu Severní Ameriky. S využitím již nasbíraných dat analyzoval 122 přirozených populací (tzn. bez reintrodukcí) o různých počtech jedinců a ověřoval, jak dlouho mohou různě velké populace přežívat. Údaje pocházely z různých lokalit na území pěti zemí Spojených států amerických (California, Colorado, Nevada, New Mexico, Texas). Dané populace autor rozdělil do pěti kategorií podle počtu jedinců, a to na skupiny o 1 - 15, 16 - 30, 31 - 50, 51 - 100 a více než 100 členech. Přítomnost populace byla poté kontrolována v desetiletých intervalech, po dobu nejdéle 70 let. Pokud populace chyběla ve dvou po sobě jdoucích měřeních, považoval ji autor za již vymřelou. Kromě velikosti populace bylo třeba prověřit i možný

vliv jiných faktorů, konkrétně zhoršených klimatických podmínek, množství potravních zdrojů, predace a mezidruhové kompetice, které by mohly do vymírání výrazně zasáhnout. Žádný z nich se ale neukázal významný natolik, aby zkomplikoval nezávislé porovnávání různě velkých populací a míry jejich vymírání. Výsledky ukázaly, že populace o 100 a více jedincích vždy přežily celých 70 let výzkumu, zatímco všechny populace s méně než 50 členy nejpozději za 50 let vymřely. Skupiny s 51 - 100 jedinci mizely zhruba kolem 60. roku od zahájení výzkumu. Vymírání záviselo především na počáteční velikosti populace, která zároveň prokazovala pozitivní závislost na délce přežívání. Berger tedy došel k závěru, že populace méně než 50 ovčí tlustorohých jsou v podstatě odsouzeny k zániku.

Uvedená data a závěry však o pár let později zpochybnila nová studie (Wehausen 1999), která se zabývala 68 populacemi ovce tlustorohé (*Ovis canadensis*) na území Kalifornie. Brala v potaz mnohem více populačních velikostí staršího data (především z 30. a 40. let 20. století), počínající rokem 1911, a pracovala pouze s odhady celkových početností, veškeré hodnoty založené na jednom přímém pozorování neakceptovala. Podařilo se jí mimo jiné vyvrátit tvrzení, že 100 % populací o 50 a méně jedincích vymře do 50 let. Naopak ukázala, že deset takových populací svou početnost zvýšilo na více než 100 jedinců a šest z nich dokonce dosáhlo hodnoty 200. Dále vyšlo najevo, že 85 % z 27 přeživších populací tvořily ty, které měly i před více než 50 lety maximálně 50 členů a podle Bergerových výsledků by už zanikly. Wehausen (1999) oproti tomu zjistil, že nejméně 61 % takto malých populací úspěšně přežívalo po dobu 50 let. Rozpor nastal i v případě větších populací, kdy nová studie přišla s 10% mírou vymírání v rámci 50 let pro obě velikostní kategorie (51 - 100 jedinců a více než 100 jedinců). Nejnižších hodnot přežívání dosáhly v průběhu 50 let ty nejmenší populace, čítající 1 - 15 jedinců, z nichž zůstalo jen 61 %. Kromě této studie nalezneme nesouhlas s původními závěry Bergera i v pracích zaměřených na populace v Arizoně (Krausman et al. 1996) nebo Coloradu (Goodson 1994).

Nakonec se však zdá, že i Wehausen (1999) zanedbal mnoho věcí. Jak totiž ukázali Singer et al. (2001), míra vymírání zásadně souvisela s více faktory než jen s populační velikostí, svou roli také sehrála především velikost obývané plochy a s ní související nosná kapacita prostředí. Přežívání populací ovce tlustorohé (*Ovis canadensis*) dále souviselo například i se vzdáleností od nejbližší populace ovce domácí (*Ovis aries*).

Už jen na příkladu ovce tlustorohé je myslím vidět, že zkoumaná hypotéza vyšší míry vymírání u méně početných populací je komplikována spoustou přidružených a podílejících se faktorů, které je třeba brát v potaz a nevytvářet závěry o významné závislosti vymírání na abundanci dřívě, než prověříme i vliv ostatních proměnných.

2.4.3. Paleobiologické práce podporující teorii

Ověřit vztah velikosti populace a rizika jejího vymření se pokusilo i několik paleobiologických prací, které však často k žádné významné korelaci nedospěly (např., Lockwood 2003). Zároveň se jednotlivé studie mezi sebou značně lišily v mnoha ohledech týkajících se především výběru a rozsahu dat a jejich zpracování, takže z nich není možné vyvodit nějaké platné zobecnění.

Payne et al. (2011) naznačují nemožnost porovnávat dosavadní výzkumy, která plyne především z toho, že předešlé studie používají rozdílné statistické testy a zaměřují se na různé taxony v různých prostorových i časových škálách, přičemž nepřiměřená pozornost je věnována obdobím masových vymírání. V takových obdobích mohou působit úplně jiné selekční tlaky, a proto Payne et al. (2011) ve své práci pokrývají mnohem delší časové období, od spodního permu po spodní juru, zahrnující tak období zhruba před 299 až 183 miliony lety. Toto rozpětí umožňuje bezprostředně porovnat masová vymírání (uprostřed permu, na konci permu a na konci triasu), období následující po nich a standardní mezidobí. Konkrétně se na základě fosilií zkoumalo vymírání rodů mořských plžů (Gastropoda) a potřebné údaje byly získány z několika různých zdrojů, na jejichž základě vznikla originální databáze obsahující informace týkající se 5469 výskytů 496 rodů a 2156 druhů z 839 lokalit v průběhu 16 časově oddělených intervalů. Závislost mezi vymíráním a velikostí populace se řešila dvěma způsoby. Na globální úrovni byla velikost populací jednotlivých rodů vyjádřena frekvencí jejich výskytu neboli počtem záznamů výskytu daného rodu za určité období. Výskyt rodu ve vymezených areálech byl pak započítán jako jeden záznam, bez ohledu na to, zda se tam zástupci příslušného rodu objevili opravdu jen prostřednictvím jednoho organismu nebo těch jedinců bylo více. V lokálním měřítku se pracovalo přímo s počtem jedinců, přičemž vybraná seskupení splňovala určitá kritéria - na dané lokalitě se nacházelo nejméně 75 jedinců zastupujících nejméně 10 rodů, z nichž do dalšího období nejméně čtyři rody nepřežily a stejně tak vždy nejméně čtyři zůstaly zachovány. Takovým podmínkám vyhovovalo 30 uskupení v rámci sedmi časových úseků. Ukázalo se, že jak globální výskyt, tak lokální početnost nepřímo souvisí s rizikem vymření. V obou případech mizely méně početné rody více než ty běžné. Co se týče konkrétních čísel, v globálním měřítku se inverzní vztah projevil v 15 obdobích ze 16, z toho statisticky významných se ukázalo pouze pět z nich. Na lokální úrovni se pak negativní závislost mezi početností a vymíráním projevila s 90% úspěšností, ve 27 z 30 skupin. I přestože se nepodařilo pozorovanou závislost statisticky prokázat ani v jednom případě, autoři věří, že převažující tendence k vymírání menších populací je natolik evidentní, že počet jedinců zde musí hrát zásadní roli. Nedostatečná statistická průkaznost zřejmě vyplývá z malé velikosti zkoumaného vzorku, nízké síly statistických testů nebo přidruženého vlivu jiných faktorů. Autoři studie pak blíže prověřovali geografické rozšíření a míru jeho možného vlivu na globální výskyt. Výsledek statistické analýzy ale takový vliv neprokázal. Pozorovaný trend vymírání menších populací zůstával stabilní v průběhu celé časové škály a nijak se neměnil ani ve spojitosti se způsobem

zachování fosilií. Payne et al. (2011) tak provedli v jistém slova smyslu průlomový výzkum, kterým upozornili na nezanedbatelnou souvislost velikosti populace s rizikem vymření, kterou je třeba brát při paleobiologických analýzách v úvahu.

Se srovnáváním různě velkých populací se lze setkat i v rámci klonálních organismů, jako je tomu v případě karibských korálových útesů (Johnson et al. 1995). Studie se u nich zaměřila na pět různých faktorů (environmentální: velikost kolonie, tvar kolonie, velikost jednotlivých korálů; reprodukční: pohlaví a způsob zárodečného vývoje) a zkoumala je v horizontu posledních zhruba 22 milionů let - od neogénu po současnost. Pomocí vhodných statistických testů se v rámci jednotlivých kategorií, environmentálních i reprodukčních, porovnávala jak období vymření, tak období, kdy se daný druh poprvé objevil. Konkrétně se jednalo o 175 druhů ve 49 rodech a kromě dlouhodobého trendu se větší pozornosti dostalo přelomu dvou epoch, miocénu a pliocénu, který nastal před pěti miliony lety. V tomto období totiž došlo k výrazné změně ve složení fauny. Celkově se ukázalo, že jedinou významnou proměnnou z hlediska míry vymírání druhů představuje právě velikost kolonie. Větší kolonie prokazovaly relativně nižší míru vymírání než ty malé, přičemž tento efekt se významně projevil až v období razantních změn zahrnující epochu před 6 až 1 milionem let. Navíc v průběhu radikálního obratu vzrůstalo vymírání druhů s malými koloniemi nepřiměřeně, na rozdíl od druhů tvořících velké kolonie, jejichž hodnota vymírání se zásadně nezměnila a zůstala nízká. Tento trend ubývání druhů korálů s malými koloniemi pokračuje až do dnešní doby, a představuje tak značnou hrozbu jejich budoucího definitivního zániku.

3. Přežívání malých populací

Jak už bylo naznačeno, ne vždy jsou malé populace odsouzeny k zániku. Ukazuje se, že některé druhy mohou dlouhodobě přežívat i při nízkých početnostech. Buď se jedná o druhy, které jsou málo početné již od samého začátku své existence, nebo jde o původně velké populace zasažené nějakou katastrofou, která jejich velikost razantně snížila, ale nedokázala je vyhubit úplně. Zároveň také existují případy, kdy populace s nižším počtem jedinců vymírají, navzdory očekávání, méně než populace o více jedincích.

3.1. Permanentně malé populace

Zajímavé, i když ne zcela jednoznačné závěry vyplývají ze studie asijské kachny růžovohlavé *Rhodonessa caryophyllacea* (Ericson et al. 2017), která dříve obývala mokřady Indie, Myanmaru či Bangladéše, případně se objevovala i v Nepálu. Tato práce se zaměřila jak na genetickou analýzu a rozřešení otázky fylogenetického zařazení tohoto druhu, tak i na velikost populace tohoto výjimečného vodního ptáka. Na základě výsledků se prokázala jeho nejbližší příbuznost s poláky, mezi něž mimo jiné patří i rody *Aythya* a *Netta*. Bohužel, podle Červeného seznamu IUCN se kachna

růžovohlavá v současnosti řadí mezi kriticky ohrožené druhy, přitom je dost možné, že už vyhynula úplně. Poslední jedinec byl totiž zaznamenán roku 1949 a od té doby probíhají v Indii i Myanmaru pokusy o opětovné nalezení tohoto druhu a prokázání jeho současné existence, zatím však bez úspěchu. S pomocí modelu PSMC (= The pairwise sequentially Markovian coalescent), který prostřednictvím sekvenování diploidních genomů dokáže určit období, v nichž se změnila efektivní velikost populace, lze tvrdit, že populace tohoto druhu nikdy nedosahovaly vysokých početností a vyskytovaly se vzácně. Přinejmenším posledních 150 000 let období pleistocénu se počet jedinců pravděpodobně pohyboval mezi 15 000 a 25 000. Konkrétní změny během holocénu, tedy zhruba v rámci posledních 10 000 let, není možné vysledovat, přesto se má zato, že početnost kolísala jen minimálně a udržovala si svou původní nízkou úroveň. Nástup nové epochy s sebou ale přinesl doposud neznámé hrozby například v podobě lidské činnosti (přeměna mokřadů a mnoha dalších biotopů na zemědělské plochy), před kterými se malé populace kachny růžovohlavé nedokázaly bránit a které měly za následek jejich značný pokles. Kromě přeměny krajiny zřejmě přispěl k úbytku druhů i obecně zvýšený lov vodního ptactva v Indii na přelomu 19. a 20. století. Lov sám o sobě se však neukázal jako zásadní faktor způsobující vymření, protože jiné druhy, například pižmovka bělokřídlá (*Cairina scutulata*, dnes *Asarcornis scutulata*), nevymizely. Jedním z možných vysvětlení tohoto rozdílu by tak mohla být právě menší velikost populace kachny růžovohlavé oproti pižmovce bělokřídlé, přičemž tato nízká početnost by ji učinila k nečekaným rizikům náchylnější.

Existují i případy, kdy jsou populace některých druhů v podstatě předurčeny k životu při nízkých populačních velikostech, protože jim v rozmachu brání nějaký určitý faktor. V případě populace vosy *Cotesia melitaeorum* z čeledi lumčíkovitých (Braconidae), která obývá Ålandy (ostrovy jihozápadního Finska), je tímto omezujícím faktorem přítomnost kompetitora (*Hyposoter horticola*), který využívá stejného hostitele, a to larvy motýla hnědáka kostkovaného (*Melitaea cinxia*) (Van Nouhuys & Tay 2001).

3.2. Propad velikosti populace a její stabilizace na nízkých hodnotách

Unikátním příkladem populace, která si dlouhodobě udržuje nízký početní stav, je medvěd apeninský (*Ursus arctos marsicanus*), endemický poddruh medvěda hnědého (*Ursus arctos*) (Benazzo et al. 2017). Posledních zhruba 50 jedinců obývá oblast Apeninského pohoří v centrální Itálii, kde se odděleně vyvíjí pravděpodobně po nejméně čtyři až pět století, přičemž nejbližší příbuzná populace se nachází v Alpách až několik stovek kilometrů daleko. Žije tedy ve značné prostorové i časové izolaci vzhledem k jiným poddruhům medvěda hnědého. Před několika stovkami tisíců let se medvěd apeninský vyskytoval v počtu 20 000 až 40 000 jedinců, ti však výrazně podlehli náhlému ochlazení během doby ledové před zhruba 100 000 lety a jejich populace razantně klesala. Zároveň je velmi pravděpodobné, že tento poddruh byl původně součástí jednotné populace medvěda hnědého, která

se po příchodu do Evropy začala dělit do několika odlišných skupin obývajících různé geografické oblasti. S příchodem neolitu, zhruba před 10 000 lety, nastala éra zemědělství spojená s rozsáhlou fragmentací krajiny a odlesňováním, což jen podněcovalo další úbytek mnoha druhů živočichů i rostlin, mezi nimi i medvěda apeninského, k jehož mizení pak dále přispěl lov. Současná zbývající populace je značně inbrední, prokazuje nízkou genetickou variabilitu, přičemž sekvence pro mitochondriální genom je u všech jedinců naprosto identická, a vlivem genetického driftu se v ní nahromadila spousta škodlivých mutací, které způsobují například svalovou slabost nebo zhoršují schopnost vlastního těla produkovat energii v rámci vnitřních procesů. Přesto tento kriticky ohrožený poddruh nadále přežívá. Autoři studie naznačují, že za odolností vůči vymření zřejmě stojí zachovaná variabilita v zásadních genech, které naopak nabyly na síle. Jedná se o geny vztahující se k imunitě a o geny zajišťující čichové schopnosti. Velký význam také připisují změně v chování - medvědi apeninští se nechovají tak agresivně jako jejich příbuzní, což nejspíše zabránilo dalšímu lovu těchto šelem ze strany lidí - a přechodu z masité stravy na vegetariánskou.

Jedinečný důkaz úspěšného vyhnutí se vymření představuje i zástupce z říše bezobratlých - *Dryococelus australis*, v češtině známý jako strašilka humří (Mikheyev et al. 2017). Tento druh, považovaný za největší nelétavý hmyz světa, se dříve hojně vyskytoval na Ostrově lorda Howa ležícího mezi Austrálií a Novým Zélandem a byl pokládán za jeho endemita. Roku 1918 však na tomto ostrově ztroskotál parník, z něž unikly krysy (*Rattus rattus*), které do dvou let dokázaly strašilku vymýtit. Od té doby byl tento druh veden jako vymřelý. Zhruba 20 km od ostrova vystupuje z Tichého oceánu skalnatý kus pevniny zvaný Ball's Pyramid, kde byl v 60. letech 20. století nalezen jedinec značně připomínající *Dryococelus australis*. Teprve při další expedici v roce 2001 se ale ukázalo, že se skutečně může jednat o zástupce strašilky humří, kteří při velmi nízké početnosti přežili vymírání vlastního druhu. Extrémně malá populace obývající plochu nejspíše o rozloze jen 1 km², odkázaná na život pouze v keřových porostech rostliny *Melaleuca howeana*, tak zdárně přetrvala až do dnešní doby, kdy je považována za jeden z nejvzácnějších druhů vůbec. Genetická analýza jedinců z Ball's Pyramid a muzejních exponátů *Dryococelus australis* nedávno potvrdila, že se opravdu jedná o ten samý druh. V roce 2002, kdy byl v rámci kategorizace podle IUCN druh převeden z druhů vymřelých mezi druhy kriticky ohrožené, odhalil první detailnější průzkum 24 jedinců, do dnešní doby se však odhadovaná početnost dospělců pohybuje mezi 9 až 35 jedinci. Od té doby probíhají rozsáhlá preventivní opatření pro zachování tohoto znovuobjeveného druhu, protože jeho definitivní zánik by nyní mohl nastat relativně snadno a rychle, například z důvodu poškození jeho velmi omezeného habitatu člověkem nebo invazní rostlinou jménem povijnice káhirská (*Ipomoea cairica*).

S podobným případem se setkáme ve studiích zaměřených na osud hada *Erythrolamprus ornatus* z čeledi Dipsadidae (Williams et al. 2016). Tento plaz, dříve druhý (z pěti druhů) nejhojnější had ostrova Svatá Lucie v Kalifornském moři, nebyl od přelomu 19. a 20. století spatřen, čímž se

zařadil mezi vymřelé druhy. Jeho zánik měla pravděpodobně na svědomí introdukce šelmy promyky malé (*Herpestes javanicus*) v roce 1869. Roku 1973 však byl na nedalekém ostrůvku Maria Major v oblasti, kde se žádné promyky nevyskytovaly, nalezen jeden zástupce *Erythrolamprus ornatus*. Od té doby zde byl tento druh nepravidelně pozorován a v období od října 2011 do března 2012 proběhl podrobnější výzkum, na jehož základě byla odhadnuta velikost populace menší než 50 dospělců. Tato populace je dost možná výsledkem působení efektu hrdla láhve (tzv. genetický bottleneck), který způsobil vznik izolované skupiny jedinců, kteří jsou ve srovnání s původní populací menší a méně barevní, přestože se stále jednalo o stejný druh. Zdá se, že současná velikost populace odráží nosnou kapacitu příslušného ostrůvku, který zaujímá pouze necelý 1 km² plochy a poskytuje tomuto živočichovi dostačující, ale ne zcela optimální podmínky pro život. Aby se zabránilo opětovnému a definitivnímu vyhynutí tohoto vzácného hada, jehož nepočetná populace stojí před rizikem inbreedingu a mohla by také snadno podlehnout různým stochastickým událostem (například déletrvajícím suchu či přivalům bouří) nebo příchodu nových invazních druhů, bylo žádoucí zavést určitá opatření chránící stávající populaci a zároveň umožňující budoucí reintrodukcii na ostrovy okolní. Podle IUCN se *E. ornatus* v současnosti řadí ke kriticky ohroženým druhům. Obavy o přežití takto malé a izolované populace plynou z dosavadních zkušeností s vývojem situace u druhu *Erythrolamprus cursor*, který obýval pouze ostrov Martinik a přilehlý ostrůvek Rocher du Diamant, kde byla roku 1968 naposledy prokázána jeho existence.

Jiným příkladem populace, která má i přes svou malou efektivní velikost a nízkou genetickou diverzitu poměrně dobrou šanci na přežití, je izolovaná populace křečka polního (*Cricetus cricetus*) při západní hranici Polska (Banaszek & Ziomek 2012). Zmenšení dříve rozsáhlého areálu výskytu tohoto hlodavce v druhé polovině 20. století má na svědomí člověk a jeho zemědělské aktivity, pokud se však zavedou vhodná opatření, může být křeček polní před možným vymřením zachráněn.

3.3. Vyšší míra vymírání pro větší populace - simulace

Neočekávaný výsledek přinesl model (Wilkinson & O'Regan 2003), který porovnával vymírání populací dvou velkých kočkovitých šelem na ostrovech Indonésie, konkrétně šlo o tygra *Panthera tigris* a levharta skvrnitého *Panthera pardus*. Tygr v minulosti obýval ostrovy Sumatra, Jáva i Bali, zatímco levhart skvrnitý se nacházel jen na Jávě. Pomocí VORTEX modelu pro analýzu životaschopnosti populace, které podléhají různým vlivům (demografickým výkyvům, environmentální stochasticitě, genetickým faktorům), byl simulován vývoj populací těchto šelem na modelovém ostrově Bali, přestože v současné době na něm nežije ani jeden z vybraných druhů. Na základě vypočtených maximálních velikostí populací na ostrov, pro tygra činící 376 a pro levharta 938 jedinců, předpokládali autoři vyšší míru vymírání u tygra, vzhledem k jeho menší početnosti. Ale výsledky ukázaly, že v rámci 1000 let nevymřela jediná z 500 modelových populací tygra, zato

v případě levharta jich vymřelo 10 %. Ani v průběhu 5000 let nezaznamenala tygří populace žádnou změnu, kdežto u levharta skončila simulace osudu populace vymřením hned ve dvou případech z pěti. Za překvapivým výsledkem nespíše stojí určité rozdíly související s rozmnožováním. Tygr pravděpodobně získal výhodu díky průměrně většímu počtu mláďat ve vrhu a také o něco vyššímu maximálnímu věku rozmnožování, protože je schopný reprodukce až do 15 let věku (levhartovi končí pohlavní aktivita zhruba ve 12 letech). Velikost populace levharta tedy více kolísala a v konečném důsledku prokazovala větší náchylnost k vymírání.

3.4. Paleobiologická zjištění komplikující teorii

Jak již bylo zmíněno, paleobiologické práce se zatím nevyskytují v dostatečném množství a v takovém provedení, aby mohly prokázat nějaký jednoznačný trend ve vztahu mezi velikostí skupin a jejich vymíráním. Navíc se zdá, že tento vztah není napříč geologickým časem vůbec stabilní a mění se v závislosti na dalších faktorech. Mnoho autorů se také přiklání k myšlence, že zkoumaný vztah vypadá jinak v rámci průběžného vymírání než během masových vymírání (Jablonski 2005; Payne & Finnegan 2007). Zatímco při klasickém běžném vymírání by v zásadě mělo platit, že méně početné populace vymírají spíše než ty větší, tak při masových vymíráních se taková závislost vůbec nemusí projevovat (Lockwood 2003; Zaffos & Holland 2012).

I přesto, že se naše schopnosti vyhledávat a určovat fosilie neustále zlepšují, není možné na jejich základě stanovovat přesné početnosti v rámci druhů. Z tohoto důvodu se v paleobiologických pracích většinou setkáme s výzkumem na úrovni rodů, přičemž se vybírají takové kmeny nebo třídy organismů, které se ve fosilním záznamu vyskytují globálně, téměř nepřetržitě a v relativně velkém množství a zároveň zahrnují morfologicky i ekologicky různorodé zástupce. Nejčastěji se proto pracuje s plži (Gastropoda), mlži (Bivalvia) či ramenonožci (Brachiopoda), jejichž vápenaté nebo křemičité schránky snadno fosilizují.

Z hlediska masových vymírání pravděpodobně neexistuje žádná obecná zákonitost. Lépe řečeno, u každé události zvlášť se projevuje jiný trend. Zatímco vymírání na přelomu ordoviku a siluru splňuje původní předpoklad o přežívání početnějších rodů (Zaffos & Holland 2012), pro katastrofu na konci permu se vyšší početnost jeví nevýhodnou (Leighton & Schneider 2008) a extinkce v závěru křídy se nevyznačuje žádnou jasnou závislostí (Lockwood 2003). Jak uvádí Bambach et al. (2004), pouze tato tři vymírání lze v zásadě považovat za masová v pravém slova smyslu, kdy zvýšená míra extinkce převážila nad speciací. V případě pozdního devonu a na konci triasu totiž došlo k masovějšímu vymírání v důsledku snížení míry speciace.

Zaffos a Holland (2012), kteří zkoumali trvání (délku existence rodu v milionech let, od prvního objevení po zánik) a přežívání mořských ramenonožců (Brachiopoda), ve své práci narazili na zdánlivě protichůdné výsledky. Na základě 712 fosilních vzorků uložených v sedmi depozičních

vrstvách, které se nacházely v oblasti rozprostírající se od jihozápadního Ohia po severní Kentucky, se zaměřili na početnost rodů vzhledem k délce trvání jejich výskytu a k přežívání masového vymírání na hranici ordoviku a siluru. Celkově bylo zaznamenáno více než 46500 jedinců a výzkum probíhal na třech úrovních - vzorkové, sekvenční (na základě depozičních vrstev) a intervalové (pokrývající celé období od svrchního ordoviku do spodního siluru). Výsledky ukázaly, že mezi početností a trváním rodu neexistovala žádná nebo spíše negativní závislost, což odporovalo původnímu předpokladu o výhodnosti toho být početným rodem. Naopak při masovém vymírání už početnější rody výhodu měly a oproti rodům s méně jedinci přežívaly více. Jako nejpříjemnější vysvětlení se nabízí již zmiňovaná hypotéza, že v průběhu geologického času docházelo ke značným změnám a posunům v selektování výhodných a nevýhodných znaků. V porovnání s jinými masovými vymíráními se tedy zdá, že to, které proběhlo zhruba před 450 miliony lety na konci ordoviku, bylo spíše jen následkem zvýšení intenzity běžného procesu vymírání než masovým vymíráním v pravém slova smyslu. Odklon od předpokladu v případě vztahu abundance a doby vytrvání rodu pak zřejmě způsobil rozdíl v hojnosti zástupců pro každé období zvlášť. Pro silur totiž nejspíše platí, že oproti předcházejícímu ordovickému i následujícímu devonskému období byly jednotlivé rody zastoupeny vzácněji. Zato se však vyznačovaly kosmopolitním a rozsáhlým areálem výskytu, což mohlo vyvolat tendence k negativní závislosti mezi abundancí a dobou existence rodu. Lepším ukazatelem pro míru rizika vymření se tak jeví celkový výskyt spíše než přímo lokální početnost. Ostatně na to, že většina fosilního záznamu se lépe interpretuje v souvislosti s geografickým rozšířením spíše než s početností, upozornil už Rosenzweig (1995).

K odlišnému závěru dospěl Lockwood (2003) v rámci studia masového vymírání na hranici křídly a terciéru zhruba před 65 miliony lety, kde se zaměřil na vymírání mlžů na území Coastal Plain, nížiny táhnoucí se podél východního pobřeží Severní Ameriky. Ukázalo se, že přibližně stejnou měrou zde vymíraly jak taxony s nízkým počtem jedinců, tak taxony o vyšší početnosti.

Navzdory předpokladům, ani průběžné historické vymírání nemusí vykazovat očekávaný lineární vztah, v němž by skupiny s nejvíce jedinci vymíraly nejméně. Simpson a Harnik (2009) se věnovali výzkumu globálního vymírání mezi mořskými mlži za posledních 250 milionů let, tedy v období druhohor, třetihor i čtvrtohor, a přišli s překvapivým výsledkem v podobě závislosti ve tvaru písmene U. Celý soubor čítající 7 169 465 jedinců rozčleněných do 1631 skupin, z nichž každou tvořilo nejméně 100 zástupců, rozdělili podle jejich relativní početnosti (vzhledem k celkovému počtu jedinců v dané skupině) do čtyř skupin rodů na "velmi vzácné" (0 - 0,001), "vzácné" (0,001 - 0,01), "běžné" (0,01 - 0,1) a "početné" (0,1 - 1). Zatímco "velmi vzácné" rody se opravdu vyznačovaly v průměru nejkratší dobou trvání (31,8 milionů let) a "vzácné" rody vytrvávaly o něco déle (47,6 milionů let) a ty "běžné" svou životnost prodloužily ještě o několik dalších milionů let (75,4 milionů let), tak "početné" rody nastolený trend naprosto převrátily a svým průměrným

přežíváním (38,6 milionů let) se podobaly vzácným rodům. Průměrně nejnižších hodnot vymírání tedy dosahovaly skupiny středních velikostí.

Celkový pohled na problematiku vymírání a vzácnosti taxonů nabídli Harnik et al. (2012), kteří svou pozornost zaměřili na celé fanerozoikum (éra dokázaného propuknutí života na Zemi a následného rozvoje živých organismů), které v tomto případě pokrývá dobu o délce přibližně 543 milionů let. Za využití dat z Paleobiologické Databáze shromáždili údaje o vymírání a vzácnosti 6491 rodů mořských bezobratlých - převážně z řad mlžů (Bivalves), plžů (Gastropoda) a ramenonožců (Brachiopoda) - zastupujících 72 tříd. Co se týče velikostí konkrétních populací a jejich vymírání, dospěli autoři k jednoznačnému závěru - méně i více početné populace čelily zhruba stejnému riziku zániku. Rozdíly v lokální početnosti tak nehrály roli a žádný obecnější trend nenaznačovaly.

Nejdůležitější otázkou, kterou vlastně tato studie (Harnik et al. 2012) řešila, ale bylo porovnání pokud možno všech aspektů vzácnosti organismů a jejich spojitosti s vymíráním. Jinak řečeno, vzácnost lze chápat více způsoby a autoři zde popsali jejích sedm forem v podobě geografického rozšíření zkoumaného organismu, rozsahu podmínek obývaných habitatů, lokální početnosti a následných kombinací těchto tří faktorů. Jako ten hlavní a určující faktor vzácnosti, který měl na minulá vymírání vliv, se překvapivě ukázalo geografické rozšíření, následované vhodností habitatu. Lokální početnost skončila až na třetím místě. Má tedy vůbec smysl počítat jedince v rámci jednotlivých lokalit a pak zaznamenávat, jaké skupiny vymírají nejčastěji? Nabízí se totiž trochu jiný pohled na věc, v němž o vzácnosti, a s ní spojeném riziku vymření, rozhoduje geografické rozšíření, ne počet jedinců. Již předešlé studie (Payne & Finnegan 2007; Jablonski 2008) totiž v podstatě ukázaly, že šíří geografického areálu rodu či jiného vyššího taxonu lze pokládat za nejstabilnější prediktor rizika vymření. Rozsáhlý areál zvyšoval šanci na přežití už při průběžném vymírání a během masových vymírání nabírala pozitivní závislost mezi geografickým rozšířením a přežíváním na ještě větším významu, ačkoli síla této závislosti mohla být oslabena rozsáhlými environmentálními katastrofami, které poznamenaly taxony s podobnými fyziologickými či ekologickými rysy bez ohledu na jejich globální rozšíření, jako v případě mořských bentických bezobratlých (Payne & Finnegan 2007). Konkrétně zde autoři uvádí, že geografické rozšíření mělo nejslabší vliv na přežívání taxonů na hranici křídly a terciéru. To by mohlo být v souladu například s výzkumem selektivity vymírání u mořských ježovek (Echinoidea), u nichž nejvíce rozhodovala potravní strategie (Smith & Jeffery 1998). S rozšířením taxonu před tímto masovým vymíráním selekce nesouvisela. Jablonski (2008) však celkově vyzdvihuje důležitost prostorové dimenze, která by mohla při analýzách dávného i současného vymírání pomoci k lepšímu pochopení jejich příčin.

Závěr

Ukázalo se, že v mnoha případech zkoumaný předpoklad negativní závislosti mezi abundancí a mírou vymírání opravdu platí, ale přesto není tento vztah tak stabilní a "všudypřítomný", jak by se dalo očekávat. Často se na výsledné závislosti podílí i další faktory a do hry tak vedle početnosti vstupují zároveň i jiné vlastnosti dané populace či celého druhu, ať už se jedná o velikost obývaného areálu, přítomnost hostitele či geografické rozšíření. Ostatně právě toto rozšíření se především v souvislosti s paleobiologickými pracemi uvádí jako zásadní a určující faktor, pravděpodobně i důležitější než lokální početnost.

Existuje však i nemálo případů, kdy vyšší počet jedinců nezaručuje populaci lepší šance na přežití nebo kdy velká početnost dokonce představuje pro danou skupinu nevýhodu. Zároveň jsou známy populace, které dlouhodobě úspěšně přežívají i navzdory své malé velikosti, přičemž touto vlastností se vyznačují už od počátků své existence, nebo k ní dospěly po nečekané vnější disturbanci, která razantně snížila počty původně velké populace.

Bohužel, velmi často stojí za vymíráním člověk a jeho aktivity, které jsou převažující příčinou zmenšování původně početných populací. Nejen z toho důvodu je přímo žádoucí dopady lidské činnosti hlídat a omezit na nezbytné minimum. Konzervační biologie i jiné obory už teď čelí obtížnému úkolu - zachránit ohrožené populace před úplným zánikem. Ani hojně zastoupené druhy sice nemají úplnou jistotu dlouhodobého přežití, ale především v rámci malých populací bychom měli pro jistotu vždy zvýšit pozornost a nastavit ochranná opatření, byť třeba jen preventivní, dříve, než bude pozdě.

Seznam použité literatury

převzaté citace označeny *

- Bambach, R. K., Knoll, A. H., & Wang, S. C.** (2004). Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity. *Paleobiology*, 30(4), 522–542.
- Banaszek, A., & Ziomek, J.** (2012). Genetic variation and effective population size in an isolated population of the common hamster, *Cricetus cricetus*. *Folia Zoologica*, 61(1), 34–43.
- Benazzo, A., Trucchi, E., Cahill, J. A., Maisano Delser, P., Mona, S., Fumagalli, M., Bunnefeld, L., Cornetti, L., Ghirotto, S., Girardi, M., Ometto, L., Panziera, A., Rota-Stabelli, O., Zanetti, E., Karamanlidis, A., Groff, C., Paule, L., Gentile, L., Vilà, C., Vicario, S., Boitani, L., Orlando, L., Fuselli, S., Vernesi, C., Shapiro, B., Ciucci, P., & Bertorelle, G.** (2017). Survival and divergence in a small group: The extraordinary genomic history of the endangered Apennine brown bear stragglers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201707279.
- Berec, L., Angulo, E., & Courchamp, F.** (2007). Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(4), 185–191.
- Berger, J.** (1990). Persistence of Different-Sized Populations : An Empirical Assessment of Rapid Extinctions in Bighorn Sheep. *Conservation Biology*, 4(1), 91–98.
- Bolger, D. T., Alberts, A. C., & Soule, M. E.** (1991). Occurrence Patterns of Bird Species in Habitat Fragments: Sampling, Extinction, and Nested Species Subsets. *The American Naturalist*, 137(2), 155–166.
- Brown, J. H., & Kodric-Brown, A.** (1977). Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology*, 58(2), 445–449.
- Burgman, M. A., Ferson, S., & Akçakaya, H. R.** (1993). A framework for risk assessment + A stochastic model for *Banksia cuneata*. In: Risk Assessment in Conservation Biology. Springer Science & Bussiness Media, 18 + 255–258.
- Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R. P., Sechrest, W., Orme, C. D. L., & Purvis, A.** (2005). Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species. *Science*, 309(5738), 1239–1241.
- Casas-Marce, M., Marmesat, E., Soriano, L., Martínez-Cruz, B., Lucena-Perez, M., Nocete, F., Rodríguez-Hidalgo, A., Canals, A., Nadal, J., Detry, C., Bernáldez-Sánchez, E., Fernández-Rodríguez, C., Pérez-Ripoll, M., Stiller, M., Hofreiter, M., Rodríguez, A., Revilla, E., Delibes, M., & Godoy, J. A.** (2017). Spatiotemporal Dynamics of Genetic Variation in the Iberian Lynx along Its Path to Extinction Reconstructed with Ancient DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 34(11), 2893–2907.
- Castelletta, M., Sodhi, N. S., & Subaraj, R.** (2000). Heavy Extinctions of Forest Avifauna in Singapore: Lessons for Biodiversity Conservation in Southeast Asia. *Conservation Biology*, 14(6), 1870–1880.
- Caughley, G.** (1994). Directions in Conservation Biology. *Journal of Animal Ecology*, 63(2), 215–244.
- *Cody, M. L.** (1973). Parallel Evolution and Bird Niches. In: Di Castri, F., Mooney, H. A. (eds) Mediterranean Type Ecosystems. *Ecological Studies* (Analysis and Synthesis), vol 7. Springer, Berlin, Heidelberg.

- Colling, G., Matthies, D., & Reckinger, C.** (2002). Population structure and establishment of the threatened long-lived perennial *Scorzonera humilis* in relation to environment. *Journal of Applied Ecology*, 39(2), 310–320.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., & Grenfell, B.** (1999). Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(10), 405–410.
- Crees, J. J., & Turvey, S. T.** (2014). Holocene extinction dynamics of *Equus hydruntinus*, a late-surviving European megafaunal mammal. *Quaternary Science Reviews*, 91, 16–29.
- *Diamond, J.** (1984). "Normal" extinctions of isolated populations. In: Nitecki, M. H. (ed.) *Extinctions*. Chicago: University of Chicago Press, 191–246.
- Eisto, A.-K., Kuitunen, M., Lammi, A., Saari, V., Suhonen, J., Syrjäso, S., & Tikka, P. M.** (2000). Population Persistence and Offspring Fitness in the Rare Bellflower *Campanula cervicaria* in Relation to Population Size and Habitat Quality. *Conservation Biology*, 14(5), 1413–1421.
- Engen, S., Sæther, B.-E., & Pape Møller, A.** (2001). Stochastic population dynamics and time to extinction of a declining population of barn swallows. *Journal of Animal Ecology*, 70, 789–797.
- Ericson, P. G. P., Qu, Y., Blom, M. P. K., Johansson, U. S., & Irestedt, M.** (2017). A genomic perspective of the pink-headed duck *Rhodonessa caryophyllacea* suggests a long history of low effective population size. *Scientific Reports*, 7(1).
- Fischer, M., & Matthies, D.** (1998). Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology*, 86(2), 195–204.
- Fischer, M., & Stöcklin, J.** (1997). Local Extinctions of Plants in Remnants of Extensively Used Calcareous Grasslands 1950–1985. *Conservation Biology*, 11(3), 727–737.
- Frankham, R., Briscoe, D. A., & Ballou, J. D.** (2002). Introduction + Impact of small population size: chance effects. In: *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, 1–8 + 178–179.
- Frey, D., Reisch, C., Narduzzi-Wicht, B., Baur, E.-M., Cornejo, C., Alessi, M., & Schoenenberger, N.** (2017). Historical museum specimens reveal the loss of genetic and morphological diversity due to local extinctions in the endangered water chestnut *Trapa natans* L. (Lythraceae) from the southern Alpine lake area. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 185(3), 343–358.
- Gaston, K.J.** (1994). What is rarity? In: *Rarity. Population and Community Biology Series*, vol 13. Springer, Dordrecht, 1–21.
- Godefroid, S., Janssens, S., & Vanderborght, T.** (2014). Do plant reproductive traits influence species susceptibility to decline? *Plant Ecology and Evolution*, 147(2), 154–164.
- Goodman, D.** (1987). The demography of chance extinction. In: Soulé, M. E. *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, 11–12.
- *Goodson, N. J.** (1994). Persistence and population size in mountain sheep: why different interpretations? *Conservation Biology*, 8, 617–618.
- Harnik, P. G., Simpson, C., & Payne, J. L.** (2012). Long-term differences in extinction risk among the seven forms of rarity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1749), 4969–4976.

- Harrison, S.** (1991). Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 73–88.
- Holden, M. H., & McDonald-Madden, E.** (2017). High prices for rare species can drive large populations extinct: the anthropogenic Allee effect revisited. *Journal of Theoretical Biology*, 429, 170–180.
- *Itämiä, J.** (1982). The Lepidoptera succession on the islands off Rauma, SW Finland. *Aq. Ser. Zool*, 21, 13–52.
- *Itämiä, J.** (1983). Factors contributing to the succession of plants and Lepidoptera on the islands off Rauma, SW Finland. University of Oulu.
- Jablonski, D.** (2005). Mass extinctions and macroevolution. *Paleobiology*, 31(2), 192–210.
- Jablonski, D.** (2008). Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11528–11535.
- Johnson, K. G., Budd, A. F., & Stemmann, T. A.** (1995). Extinction selectivity and ecology of Neogene Caribbean reef corals. *Paleobiology*, 21(1), 52–73.
- Kistler, L., Ratan, A., Godfrey, L. R., Crowley, B. E., Hughes, C. E., Lei, R., Cui, Y., Wood, M. L., Muldoon, K. M., Andriamialison, H., McGraw, J. J., Tomsho, L. P., Schuster, S. C., Miller, W., Louis, E. E., Yoder, A. D., Malhi, R. S., & Perry, G. H.** (2015). Comparative and population mitogenomic analyses of Madagascar's extinct, giant 'subfossil' lemurs. *Journal of Human Evolution*, 79, 45–54.
- *Krausman, P. R., Etchberger, R., & Lee, R. M.** (1996). Persistence of mountain sheep populations in Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 41(4), 399–402.
- Lacy, R. C., & Clark, T. W.** (1993). Simulation modeling of American marten (*Martes americana*) populations: vulnerability to extinction. *Great Basin Naturalist*, 53(3), 282–292.
- Lande, R.** (1993). Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. *The American Naturalist*, 142(6), 911–927.
- Lande, R., Engen, S., & Sæther, B.-E.** (2003). Demographic and environmental stochasticity. In: Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. *Oxford series in ecology and evolution*. Oxford University Press, 1–6.
- Legendre, S., Clobert, J., Møller, A. P., & Sorci, G.** (1999). Demographic Stochasticity and Social Mating System in the Process of Extinction of Small Populations: The Case of Passerines Introduced to New Zealand. *The American Naturalist*, 153(5), 449–463.
- Leighton, L. R., & Schneider, C. L.** (2008). Taxon characteristics that promote survivorship through the Permian–Triassic interval: transition from the Paleozoic to the Mesozoic brachiopod fauna. *Paleobiology*, 34(1), 65–79.
- Lima, M., Marquet, P. A., & Jaksic, F. M.** (1996). Extinction and colonization processes in subpopulations of five neotropical small mammal species. *Oecologia*, 107, 197–203.
- Lockwood, R.** (2003). Abundance not linked to survival across the end-Cretaceous mass extinction: Patterns in North American bivalves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(5), 2478–2482.
- Ludwig, D.** (1999). Is It Meaningful to Estimate a Probability of Extinction? *Ecology*, 80(1), 298–310.

- Lynch, M., Conery, J., & Burger, R.** (1995). Mutation Accumulation and the Extinction of Small Populations. *The American Naturalist*, 146(4), 489–518.
- Matthies, D., Bräuer, I., Maibom, W., & Tschardt, T.** (2004). Population size and the risk of extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos*, 105(3), 481–488.
- Menges, E.S.** (1998). Evaluating Extinction Risks in Plant Populations. In: Fiedler, P.L., Kareiva, P.M. (eds) *Conservation Biology*. Springer, Boston, MA, 49–65.
- Menges, E. S.** (2000). Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 51–56.
- Mikheyev, A. S., Zwick, A., Magrath, M. J. L., Grau, M. L., Qiu, L., Su, Y. N., & Yeates, D.** (2017). Museum Genomics Confirms that the Lord Howe Island Stick Insect Survived Extinction. *Current Biology*, 27(20), 3157–3161.e4.
- Minteer, B. A., Collins, J. P., Love, K. E., & Puschendorf, R.** (2014). Ecology. Avoiding (re)extinction. *Science (New York, N.Y.)*, 344(6181), 260–261.
- Murray, G. G. R., Soares, A. E. R., Novak, B. J., Schaefer, N. K., Cahill, J. A., Baker, A. J., Demboski, J. R., Doll, A., Da Fonseca, R. R., Fulton, T. L., Gilbert, M. T. P., Heintzman, P. D., Letts, B., McIntosh, G., O’Connell, B. L., Peck, M., Pipes, M.-L., Rice, E. S., Santos, K. M., Sohrweide, A. G., Vohr, S. H., Corbett-Detig, R. B., Green, R. E., & Shapiro, B.** (2017). Natural selection shaped the rise and fall of passenger pigeon genomic diversity. *Science*, 358(6365), 951–954.
- Newman, D., & Pilson, D.** (1997). Increased Probability of Extinction Due to Decreased Genetic Effective Population Size: Experimental Populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution*, 51(2), 354–362.
- Nieminen, M.** (1996). Risk of population extinction in moths: effect of host plant characteristics. *Oikos*, 76(3), 475–484.
- O’Grady, J. J., Reed, D. H., Brook, B. W., & Frankham, R.** (2004). What are the best correlates of predicted extinction risk? *Biological Conservation*, 118(4), 513–520.
- Ouborg, N. J.** (1993). Isolation, population size and extinction: The classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the Dutch Rhine-system. *Oikos*, 66(2), 298–308.
- Ouborg, N. J., & Treuren, R. Van.** (1995). Variation in fitness-related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology*, 83(3), 369–380.
- Payne, J. L., & Finnegan, S.** (2007). The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(25), 10506–10511.
- Payne, J. L., Truebe, S., Nützel, A., & Chang, E. T.** (2011). Local and global abundance associated with extinction risk in late Paleozoic and early Mesozoic gastropods. *Paleobiology*, 37(4), 616–632.
- Pimm, S. L.** (2013). Conservation: The commonness of rarity. *Nature*, 493(7432), 300–301.
- Pimm, S. L., Jones, H. L., & Diamond, J.** (1988). On the risk of extinction. *The American Naturalist*, 132(6), 757–785.
- Poon, A., & Otto, S. P.** (2000). Compensating for Our Load of Mutations: Freezing the Meltdown of Small Populations. *Evolution*, 54(5), 1467–1479.

- Poulakakis, N., Glaberman, S., Russello, M., Beheregaray, L. B., Ciofi, C., Powell, J. R., & Caccone, A.** (2008). Historical DNA analysis reveals living descendants of an extinct species of Galápagos tortoise. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(40), 15464–15469.
- Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlshaw, G., & Mace, G. M.** (2000). Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1456), 1947–1952.
- Raup, D. M.** (1991). Extinction: Bad Genes or Bad Luck? Překlad: Markoš, A. (1995). O zániku druhů. 6(21), Nakladatelství Lidové noviny, Praha, 188 s.
- *Raup, D. M., & Sepkoski, J. J.** (1984). Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81(3), 801–805.
- Rosenzweig, M. L.** (1995). Extinction. In: Species diversity in space and time. Cambridge University Press, 112–150.
- Scott, J. M., Ramsey, F. L., Lammertink, M., Rosenberg, K. V., Rohrbaugh, R., Wiens, J. A., & Reed, J. M.** (2008). When is an 'Extinct' Species Really Extinct? Gauging the Search Efforts for Hawaiian Forest Birds and the Ivory-Billed Woodpecker. *Avian Conservation and Ecology*, 3(2).
- Shaffer, M. L.** (1981). Minimum Population Sizes for Species Conservation. *BioScience*, 31(2), 131–134.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M., & Bishop, J. G.** (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75(3), 584–606.
- Schoener, T. W., & Spiller, D. A.** (1992). Is Extinction Rate Related to Temporal Variability in Population Size? An Empirical Answer for Orb Spiders. *The American Naturalist*, 139(6), 1176–1207.
- Simpson, C., & Harnik, P. G.** (2009). Assessing the role of abundance in marine bivalve extinction over the post-Paleozoic. *Paleobiology*, 35(4), 631–647.
- Singer, F. J., Zeigenfuss, L. C., & Spicer, L.** (2001). Role of Patch Size, Disease, and Movement in Rapid Extinction of Bighorn Sheep. *Conservation Biology*, 15(5), 1347–1354.
- Sjögren, P.** (1991). Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (*Rana lessonae*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 135–147.
- Smith, A. B., & Jeffery, C. H.** (1998). Selectivity of extinction among sea urchins at the end of the Cretaceous period. *Nature*, 392(6671), 69.
- Soulé, M. E.** (ed.) (1987). Introduction. In: Viable populations for conservation. Cambridge University Press, 1–10.
- Stacey, P. B., & Taper, M.** (1992). Environmental Variation and the Persistence of Small Populations. *Ecological Applications*, 2(1), 18–29.
- Stephens, P. A., Sutherland, W. J., & Freckleton, R. P.** (1999). What is the Allee effect? *Oikos*, 87(1), 185–190.

- *Terborgh, J., & Winter, B.** (1980). Some causes of extinction. In: Soulé, M. E., Wilcox, B. A. (ed.) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 119-133.
- Traill, L. W., Bradshaw, C. J. A., & Brook, B. W.** (2007). Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation*, 139(1–2), 159–166.
- Van Nouhuys, S., & Tay, W. T.** (2001). Causes and consequences of small population size for a specialist parasitoid wasp. *Oecologia*, 128(1), 126–133.
- Wehausen, J. D.** (1999). Rapid extinction of mountain sheep populations revisited. *Conservation Biology*, 13(2), 378–384.
- Whitlock, M. C.** (2000). Fixation of new alleles and the extinction of small populations: Drift load, beneficial alleles, and sexual selection. *Evolution*, 54(6), 1855–1861.
- Wilkinson, D. M., & O'Regan, H. J.** (2003). Modelling differential extinctions to understand big cat distribution on Indonesian islands. *Global Ecology and Biogeography*, 12(6), 519–524.
- Williams, R. J., Ross, T. N., Morton, M. N., Daltry, J. C., & Isidore, L.** (2016). Update on the natural history and conservation status of the Saint Lucia racer, *Erythrolamprus ornatus* Garman, 1887 (Squamata: Dipsadidae). *Herpetology Notes*, 9, 157–162.
- Woodroffe, R., & Ginsberg, J. R.** (1998). Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science*, 280(5372), 2126–2128.
- Zaffos, A., & Holland, S. M.** (2012). Abundance and extinction in Ordovician–Silurian brachiopods, Cincinnati Arch, Ohio and Kentucky. *Paleobiology*, 38(2), 278–291.